Hannes F. Paulus und Claudia Gack

Beobachtungen und Untersuchungen zur Bestäubungsbiologie südspanischer Ophrys-Arten

I. Einleitung

Die Beziehung zwischen Blüten und den sie bestäubenden Insekten ist in der Regel mutualistischer Natur, d. h. sowohl Blüten als auch Insekten ziehen aus dieser Beziehung Nutzen. Die Blüten werden bestäubt, die Insekten erhalten Nahrung für sich und/oder ihre Brut. In einem langen Prozeß der Coevolution haben sich die beiden Partner aneinander angepaßt, was zur gegenseitigen Coadaptation geführt hat. Die Pflanzen gleichen dabei den Nachteil aus, welchen ihre Sessilität mit sich bringt, indem sie sich flugfähiger Tiere bedienen. SCHREMMER (1969) prägte dafür die treffende Bezeichnung „geborgte Beweglichkeit".

Es gibt nun Blüten-Bestäuber-Beziehungen, die offensichtlich nicht auf einer mutualistischen Beziehung beruhen. Es handelt sich dabei um sogenannte Täuschblumen, Blüten also, welche zwar Insekten anlocken, ihnen aber keinerlei Gegengabe für die geleistete Bestäubung bieten. Unter diesen Täuschblumen nehmen die Sexualtäuschblumen eine besonders bemerkenswerte Stellung ein, da sie einen ungewöhnlichen Modus der Anlockung verwirklicht haben. Sie täuschen nicht Nahrung vor, wie eine Vielzahl der Täuschblumen, sondern kopieren in verschiedensten Merkmalen Weibchen der jeweils bestäubenden Hymenopteren. Besonders der Einsatz bestimmter Duftstoffe, welche die Männchen in sexuelle Erregung versetzen, gewährleistet ein hohes Maß an Besucherspezifität (KULLENBERG 1961, 1973). Somit werden hier die Bestäuber zum direkten Isolationsmechanismus für die verschiedenen Orchideenarten. Diese Bestäubungsstrategie unterscheidet sich prinzipiell vom „normalen" Bestäubungsmodus, da die Beziehung zwischen Sexualtäuschblumen und ihren Bestäubern nicht durch Coevolution – eine gemeinsame Evolution beider Partner – entstanden sein kann. Hier waren es allein die Blüten, die eine Evolution durchmachten und deren Merkmale sich immer perfekter in die bereits vorgegebenen Verhaltensschemata der jeweiligen Bestäuber einpaßten (PAULUS 1978). Mit VOGEL (1975) kann man deshalb dieses Phänomen durchaus als Parasitismus bezeichnen, denn es liegt auf seiten der Blüten ein Vorteil vor, die Insekten erhalten jedoch keinerlei Gegengabe. Dementsprechend finden sich nur bei den Blüten nicht jedoch bei den Bestäubern Anpassungen an eine Übertragung der Pollinien durch Pseudokopulation.

II. Der Stand der Kenntnis der Pseudokopulation auf Ophrys

1. Pollinien als Schlüsselmerkmal für die Evolution außergewöhnlicher Bestäubungsmechanismen bei Orchideen

Sexualtäuschblumen finden sich nur bei Vertretern der *Orchidaceae.* Innerhalb dieser Familie jedoch führen unabhängig voneinander mehrere Entwicklungslinien zu diesem Prinzip. So folgen ihm neben der europäischen Gattung *Ophrys* die australischen Gattungen *Cryptostylis* und *Drakaea* und mehrere Gattungen in Nord- und Südamerika (u. a. *Trigonidium, Trichoceros*). Außerdem fällt auf, daß dieser Bestäubungsmodus bei keiner anderen Pflanzenfamilie auftritt, und daß innerhalb der *Orchidaceae* weitere „ausgefallene Täuschmanöver der Blüten" beschrieben sind, etwa die Übertragung des Pollens von revierverteidigenden Pracht-Bienenmännchen (DODSON, 1962), Täuschung der sammelnden Bienen durch Pollen- oder Staubgefäßattrappen (THIEN u. MARCKS, 1972; BECK v. MANAGETTA, 1914) oder die (noch nicht eindeutig nachgewiesene) Bestäu-

bung durch Dolchwespenweibchen, die einen geeigneten Eiablageplatz suchen (FORDHAM, 1946). Insekten, die solche Täuschblumen besuchen, erfahren im Anschluß an einen solchen Besuch keinerlei Triebbefriedigung, wie es bei Blüten der Fall ist, welche Nahrung bieten. Es gibt sogar Hinweise dafür, daß vergebliche Blütenbesuche auf Sexualtäuschblumen eine negative Rückkopplung beim Besucher erzeugen (PAULUS, GACK, ULLRICH, 1981). Aus diesem Grund sind Besuche an Täuschblumen immer selten und werden vom selben Individuum wahrscheinlich nur ein paarmal ausgeführt. Deshalb ist es für solche Blüten besonders wichtig, die Bestäubung so zu optimieren, daß die Übertragung von genügend Pollen bereits bei einem einzigen Insektenbesuch mit großer Wahrscheinlichkeit erfolgt. Dieser Forderung werden die Orchideenblüten in hohem Maß gerecht. Die Konzentration von Pollen in Pollinien und die Möglichkeit dadurch gleichzeitig sehr viele Samenanlagen zu befruchten, sind eine ideale Präadaptation für die Ausbildung von Täuschblumen und anderen Bestäubungsmodi, bei welchen nur selten ein Anflug erfolgen kann. In diesem Sinn kann man die Pollinien, die wohl zunächst aus der Notwendigkeit, viele Samen bilden zu müssen, entwickelt wurden, als Schlüsselmerkmal in der Evolution der Bestäubung der *Orchidaceae* sehen, denn sie erschlossen dieser Gruppe neue, konkurrenzlose Bestäubungsnischen. Die Arten, welche diese Nischen bildeten, „konnten es sich leisten", während ihrer Blühzeit nur einmal von einem Bestäuber besucht zu werden, weil dieser Besuch bereits zur Bildung von tausenden von Samen ausreichte.

2. Strategien der Ophrys-Blüte – Prädestination der Bestäuber

Die Vortäuschung eines Sexualpartners ist eine Bestäubungsstrategie, welche sich an das Fortpflanzungsverhalten der Bestäuber – hier ausschließlich Hymenopteren – anlehnt. Partnerfindung und Begattung sind bei diesen Insekten in der Regel Prozesse, die als Instinkt-Reaktionsketten ablaufen. Die einzelnen Verhaltensweisen dieser Ketten folgen streng geordnet nacheinander und werden jeweils durch unterschiedliche angeborene auslösende Mechanismen (AAM, Schlüsselreize) eingeleitet, auf welche die Insekten instinktgebunden reagieren. Fehlt ein Schlüsselreiz an irgendeiner Stelle der Kette, bricht das Verhalten dort ab. Die *Ophrys*-Blüten haben sich nun in die bei der Begattung der Hymenopteren ablaufende Reiz-Antwort-Kette eingeschaltet. Dies konnte nur erreicht werden, indem die Blüten die spezifischen Schlüsselreize des jeweiligen Bestäubers so nachahmten, daß sie ausreichten, um Männchen anzulocken, sie zur Landung zu veranlassen und sich auf der Blüte zu orientieren sowie Kopulationsbewegungen auszuführen. Nur so ist die erfolgreiche Übertragung von Pollinien gesichert.

Im folgenden sind nun zum einen jene Merkmale der bestäubenden Hymenopteren zusammengestellt, die – soweit bekannt – bei ihrem Paarungsverhalten als Schlüsselreize wirken, zum anderen ergänzend Eigenschaften und Verhaltensweisen hinzugefügt, welche gerade diese Insektengruppe für die *Ophrys*-Bestäubung prädestiniert.

a. **Chemische Schlüsselreize:** Zur Partnerfindung werden bei Hymenopteren verbreitet Sexuallockstoffe in Form flüchtiger chemischer Substanzen eingesetzt, die in der Mandibeldrüse und sicher auch in der sogenannten Dufourdrüse des Hinterleibes gebildet werden. Bei allen *Ophrys*-Bestäubern sezernieren die Weibchen diese Pheromone und locken damit die Männchen an. Wahrscheinlich handelt es sich um ein Substanzgemisch, das durch verschieden hohe Konzentration einzelner Komponenten spezifisch wirken kann. Vermutlich gibt es auch verschiedene „Düfte" für die Fernanlockung und für die Wirkung im Nahbereich (KULLENBERG & BERGSTRÖM, 1973, 1976).

b. **Optische Schlüsselreize:** Hymenopterenweibchen setzen zweifelsfrei auch gewisse optische Reize z. B. durch ihre Körperform und durch ihre Färbung. Vor allem ist hier der Blauschiller der Flügel mancher Arten zu nennen. Es ist möglich, daß optische Reize die Männchen veranlassen, sich auf ein Weibchen zu stürzen. Sie scheinen jedoch nicht besonders spezifisch zu sein. Wahrscheinlich reagieren die verschiedenen Hymenopterenarten auch unterschiedlich in dieser Hinsicht.

c. **Taktile Schlüsselreize:** Sobald ein Hymenopterenmännchen auf einem Weibchen gelandet ist, werden taktile Reize nötig, um das Paarungsverhalten weiter ablaufen zu lassen. Da das Weibchen sich meist stark gegen das aufreitende Männchen wehrt und es abzustreifen versucht, müssen die Genitalstrukturen der Paarungspartner möglichst rasch verankert werden. Dazu ist es notwendig, daß sich das Männchen schnell auf dem Weibchen orientieren kann. Dies erfolgt taktil mit Hilfe der Weibchengestalt und der spezifischen Anordnung der Körperbehaarung des Weibchens. Da nun als nächstes die Abgabe des Spermas erfolgen muß, ist ein neuer Reiz zu erwarten. Es ist nicht bekannt, was die Spermaabgabe veranlaßt, man kann jedoch annehmen, daß vor allem das Einrasten der Genitalstrukturen eine große Rolle spielt.

Neben diesen „Schlüsselreizmerkmalen" gibt es zwei weitere wichtige Eigenschaften, welche die Hymenopteren als Partner von Sexualtäuschblumen geeignet machen:

Hymenopterenmännchen schlüpfen generell etwa eine oder mehrere Wochen vor den Weibchen (Protandrie). Den Sinn dieses vorgezogenen Schlupfs kann man zum einen darin sehen, daß die Männchen in dieser Zeit einer Selektion unterworfen werden, welche nur die „fittesten" zur Paarung kommen läßt. Zum anderen spielt vielleicht auch eine Sicherung der Begattung aller Weibchen eine Rolle, die sofort nach dem Schlüpfen der Weibchen an der Kolonie stattfinden kann.

Bei der Suche nach arteigenen Weibchen verfolgen Hymenopterenmännchen zwei verschiedene Strategien. Sie schwärmen entweder direkt an der Stelle, wo die Weibchen schlüpfen werden und suchen dort ständig den Boden ab, oder sie bilden regelrechte Schwarmbahnen aus, die über lange Zeit konstant abgeflogen werden. Alle Blüten, welche in einer solchen Schwarmbahn stehen, werden regelmäßig kontrolliert. Befindet sich ein nahrungssammelndes Weibchen oder ein anderes Insekt auf einer Blüte, wird es sofort angeflogen.

Die *Ophrys*-Blüten kopieren die Schlüsselreize, welche bei den als Bestäuber fungierenden Hymenopterenmännchen das Paarungsverhalten einleiten.

a. **Imitation der chemischen Schlüsselreize**

Wie KULLENBERG in vielen Arbeiten (1961, 1973) belegte, wirken die Duftstoffe von *Ophrys*-Blüten auf spezifische Bestäuber. Diese Wirkung könnte einmal dadurch hervorgerufen werden, daß eine *Ophrys*-Art die den Weibchen ihres Bestäubers eigenen Pheromone produziert. Eine andere Möglichkeit ist die Abgabe von Substanzen, die lediglich dieselbe Wirkung beim Bestäubermännchen hervorbringen wie die echten Pheromone. Dann würde es sich um eine wirkliche Imitation von Duftstoffen handeln. Für diese zweite Möglichkeit spricht die Tatsache, daß dieselbe *Ophrys*-Art in verschiedenen geographischen Lagen von unterschiedlichen Hymenopterenarten bestäubt werden kann, wie es z. B. bei *Ophrys fusca* der Fall ist. Als Konsequenz muß man hier spezielle geographische Duftrassen fordern.

b. **Die Imitation optischer Schlüsselreize**

Es ist offensichtlich, daß zumindest bei manchen *Ophrys*-Arten (z. B. *speculum, insectifera*) die Imitation optischer Reize eine nicht unbedeutende Rolle spielen muß. Dies ergibt sich etwa aus einem Vergleich einer *O. speculum*-Blüte und einem Weibchen

von *Campsoscolia ciliata,* ihrem Bestäuber. Die Blüte kopiert ausschließlich Thorax und Abdomen des Insekts, der Kopf scheint bedeutungslos. Die metallisch schimmernden Flügel (Spiegel), die Behaarung des Abdomens (roter Haarsaum am Rand der Lippe), Flügelansatzstellen (schwarz glänzende Leisten an der Lippenbasis) sowie die abwehrenden Mittelbeine des Weibchens (behaarte, abstehende Seitenlappen der Lippe) werden bis ins Detail nachgeahmt. Mit Sicherheit kann man in diesem Fall sogar von der morphologischen Ausbildung der Blüte auf die optischen Schlüsselreize des Insekts schließen.

Es fällt nun aber auf, daß nur wenige *Ophrys*-Arten für unser Auge solch perfekte optische Imitationen darstellen. Möglicherweise liegt der Grund hierfür darin, daß verschiedene Hymenopterenarten unterschiedliche „Ansprüche" an die optischen Auslöser eines Weibchens haben. Es ist z. B. gut vorstellbar, daß ein Langhornbienenmännchen als optischen Schlüsselreiz nur einen „braunen, samtigen Fleck auf einer hellen Blüte" benötigt um zu reagieren, während für ein Dolchwespenmännchen eben detailliertere optische Reize vorhanden sein müssen, um eine Pseudokopulation zu gewährleisten. Diese Überlegung würde auch folgende Tatsache erklären: *Ophrys*-Arten wie *O. speculum* oder *O. insectifera* zeigen in den wesentlichen Merkmalen eine sehr geringe Variabilität, während andere *Ophrys*-Arten, etwa *O. fuciflora* oder *O. scolopax,* in der Musterung, Färbung und Form ihrer Lippe so stark verschieden sind, daß keine Blüte der anderen gleicht. Daraus muß man nach dem oben Gesagten schließen, daß die Bestäuber der erstgenannten Arten eine optisch ziemlich starre weibchenähnliche Atrappe als Auslöser für ihr Kopulationsverhalten benötigen, während bei anderen Bestäubern ein recht ungenaues Bild bereits genügt. Die morphologische Ausprägung einer *O. speculum*-Blüte würde demnach durch einen starken Selektionsdruck ihres Bestäubers kanalisiert, denn jede Blüte, welche nicht diesem Schema entspräche, würde auch nicht besucht. Die Selektionsdrucke anderer Bestäuber auf die optischen Merkmale ihrer Blüten können jedoch weniger spezifisch sein, d. h. ein Variieren von Lippenmuster und Blütenform in gewissen Grenzen hätte hier auf die Besuchsrate keinerlei Einfluß.

c. **Die Imitation taktiler Schlüsselreize**

Die *Ophrys*-Blüten imitieren durch bestimmte Behaarung der Lippe taktile Reize, welche für die Auslösung von Orientierungs- und Kopulationsbewegungen auf der Blüte notwendig sind. Besonders wichtig scheint dabei der Haarstrich zu sein, da sich die Männchen auf Blüten mit verschiedenem Haarstrich ja unterschiedlich orientieren. In dieser Hinsicht finden sich, wie KULLENBERG (1961) zeigte, 2 Gruppen innerhalb der Gattung *Ophrys.* Die eine veranlaßt das Männchen sich mit dem Kopf, die andere mit der Abdomenspitze zur Narbenhöhle zu orientieren. Zur letzten Gruppe gehören *O. lutea, fusca, iricolor* und sicherlich auch *O. omegaifera* und *atlantica.* Eine gewisse Rolle spielen bestimmt auch die bei manchen Arten ausgebildeten Seitenhöcker der Lippe, die wahrscheinlich den Mittelbeinen eines Hymenopterenweibchens entsprechen, die bei der Paarung häufig nach oben gestreckt werden. Die Reaktionen, welche die Hymenopterenmännchen auf die Reizkopien der *Ophrys*-Blüten zeigen, brechen generell ab, bevor es bei einer echten Kopulation zur Spermaabgabe kommen würde. Imitationen der dafür benötigten, vermutlich taktilen Schlüsselreize bilden die *Ophrys*-Blüten nicht aus. Sie sind für eine erfolgreiche Übertragung der Pollinien auch nicht notwendig. Im Gegenteil, eine Spermaabgabe auf den Blüten würde für die Insekten einen enormen Nachteil bedeuten, der durch eine entsprechende Gegenselektion bei den Bestäuberarten sofort aufgehoben würde.

Im folgenden sollen unsere Beobachtungen und Experimente geschildert werden, die wir im Frühjahr 1976 (4. 3.–18. 3.) in der weiteren Umgebung von Malaga (Südspanien) durchführen konnten. Die *Ophrys speculum*-Pseudokopulationen untersuchten wir bei Marbella, die *O. fusca* cf. *iricolor*-Bestäubung nördl. des Ojen-Passes, nördl. von Marbella. Die übrigen Beobachtungen gelangen uns in der Umgebung von Alhaurin de la Torre, nordwestl. von Malaga.

Für hilfreiches Mitprotokollieren und Beobachten haben wir Frau Reinhild HENSLE, Herrn Prof. Dr. G. OSCHE und Prof. Dr. Peter SAUER zu danken. Besonders danken wir Dr. Walter SUDHAUS, der uns seinen dabei gedrehten Film zur Verfügung stellte. Für die Determination der *Colletes* und *Andrena* haben wir Herrn Dr. GRÜNWALD (München), für die der *Eucera*-Arten Herrn B. TKALCU (Prag) sehr herzlich zu danken.

Eigene Untersuchungen in Südspanien

1. Die Pseudokopulation von Campsoscolia ciliata auf Ophrys speculum

Die Pseudokopulation von *Campsoscolia ciliata* mit *Ophrys speculum* ist bereits mehrfach beobachtet worden (u. a. KULLENBERG, 1961, JACOBSEN & RASMUSSEN, 1976). Gerade bei dieser Orchidee wurde ja das Phänomen der Pseudokopulation als Bestäubungsstrategie entdeckt bzw. richtig erkannt (CORREVON & POUYANNE, 1916, 1923; GODFERY, 1925). Alle diese Beobachtungen wurden bisher in Algerien und Marokko einerseits und Mallorca andererseits gemacht. Wir konnten am Stadtrand von Marbella im Strandbereich unmittelbar zahlreiche Anflüge untersuchen, wo wir eine stattliche Brutkolonie von *Campsoscolia ciliata* entdeckt hatten. Im gleichen Gebiet wuchs auch nicht selten *Ophrys speculum* (Abb. 4, Farbtafel 1 u. Umschlagbild des Heftes).

Die Männchen – es flogen vom 6. 3. ab zunächst nur ♂♂, das erste ♀ fanden wir am 13. 3. – zeigten ein Schwärmverhalten, wie es auch für Bienen typisch ist. Bis gegen 10.30 oder 11.00 Uhr waren die Männchen auf Nahrungssuche. Dann flogen sie im Beobachtungsgebiet weit umher und besuchten vor allem Blüten von *Oxalis pes-caprae, Muscari* spec., gelegentlich auch *Cistus albidus* und *Medicago maritima*. Dann setzte nahezu schlagartig ein Schwärmverhalten ein, das man eindeutig als Suchverhalten erkennen konnte, keine Blüte wurde mehr beachtet. Die Tiere sammelten sich im wesentlichen im Bereich einer windgeschützten Wiese, über der sie in ca. 10 bis 20 cm Höhe permanent kreuz und quer umherflogen. Ausgesprochen konstant eingehaltene Schwärmbahnen konnten wir nicht erkennen. Die Zahl der dort fliegenden ♂♂ lag grob geschätzt bei etwa 40–50 Individuen. Um nun mehr *Ophrys*-Blütenbesuche zu erhalten, gruben wir einige *Ophrys speculum*-Pflanzen aus und verpflanzten sie in diese Wiese. Der Erfolg war geradezu verblüffend. Die Dolchwespen stürzten sich auf die Blüten und führten uns zahlreiche Pseudokopulationen vor. Gelegentlich balgten sich zwei und drei ♂♂ gleichzeitig um eine Blüte. Der Bewegungsablauf entsprach genau den Schilderungen von KULLENBERG (1961). Ein Männchen fliegt die Blüte blitzartig an, dann landet es und orientiert sich auf der Blüte. Während sich das Tier häufig mit den Mandibeln vor der Narbengrube an den zwei dafür prädestinierten Längswülsten verbeißt, führt der Hinterleib heftige Kopulationsbewegungen, die wie Stechbewegungen wirken, im Bereich des rostrot behaarten Lippensaums durch. Dabei ist der dreizackige Genitalapparat weit herausgestreckt. Nicht selten dreht sich nach einiger Zeit das Männchen auf der Blüte hin und her, um aber bald wieder die für diese *Ophrys*-Art richtige Position einzunehmen. Solche Besuche dauerten in aller Regel etwa 40 sec., wir konnten aber auch Aufenthaltsdauern von einigen Minuten messen. Häufig besuchte dasselbe Männchen unmittelbar danach eine zweite und eine dritte Blüte, um wiederum

mit unverminderter Heftigkeit Kopulationsbewegungen auszuführen. Die Verweildauer auf einer Blüte war nach unseren Beobachtungen übrigens stets länger als dies JACOBSEN & RASMUSSEN (1976) angeben (dort nur 5–10 sec.).

Ähnlich wie diese beiden dänischen Autoren machten wir einige kleinere Experimente (in Anlehnung an KULLENBERG, 1961) um die Attraktivität der Blüte zu testen. Dreht man die Blüte um 180°, verzögerte dies lediglich kurzfristig die richtige Orientierung der Dolchwespe. Das Tier landete zunächst wie gewohnt, orientierte sich dann stets für die Blüte richtig, d. h. nun kopfunter aber mit dem Kopf in die Narbengrube hinein. Allerdings drehten sich die Männchen jedoch nicht selten nach einem Kopulationsversuch auf der Blüte, orientierten sich danach aber stets wieder richtig. Das zeigt deutlich, daß allein die taktilen Reize der Blüte für die richtige Orientierung des Besuchers verantwortlich sind.

Um die Wirksamkeit des Blütenduftes der Blüten allein zu testen, steckten wir 3 Blüten in ein Glasröhrchen, verschlossen die Öffnung mit Gaze und vergruben es im Boden. Dementsprechend behandelten wir zwei *Campsoscolia ciliata*-♀♀. Im Wahlexperiment wurden Röhrchen mit Blüten und solche mit ♀♀, die ja für die fliegenden ♂♂ nicht sichtbar waren, immer wieder etwa zu gleichen Teilen angeflogen, was zeigt, daß auch der Duft allein eine anziehende Wirkung hat. Eine quantitative Auswertung der Wahlhäufigkeiten unterließen wir, da wir keine Möglichkeit hatten, alle ♂♂ individuell zu markieren. Zudem wußten wir nicht, ob die ♀♀ noch unbegattet waren. Nach unseren Erfahrungen (vor allem mit solitären Bienen) läßt die Attraktivität bereits begatteter ♀♀ erheblich nach (vermutlich weil sie nach der Paarung die Produktion ihrer Sexuallockstoffe einstellen; vielleicht werden sie aber auch durch das oder die zur Kopulation gelangten ♂♂ beduftet).

Das Ergebnis eines weiteren Experiments darf ebenfalls nur als Andeutung gesehen werden: Wir legten ein leicht betäubtes ♀ neben eine *O. speculum*-Blüte auf den Boden und beobachteten das Verhalten von einigen Männchen. Alle flogen zunächst die Blüte an, stiegen aber nach der Landung sofort auf das ♀ über. Daraus ergibt sich die Frage, ob hier die Blüte, zumindest optisch als übernormale Reizquelle wirkt, was experimentell und statistisch abgesichert werden müßte.

Das folgende Experiment haben wir etwas genauer quantitativ erfaßt. Es war uns schon seit Beginn unserer Beobachtungen aufgefallen, daß am Boden liegende Blüten (zumindest dort, wo sie frei liegend gut anfliegbar waren) offensichtlich eine höhere Attraktivität besaßen, also häufiger angeflogen wurden als solche in normaler Blühhöhe. Sollte also die Blühhöhe der Pflanze einen Einfluß auf die Anflughäufigkeit haben? Dazu stellten wir gleichzeitig 2 Pflanzen mit je einer Blüte einmal in 15 cm Höhe, einmal in 11 cm Höhe auf, eine dritte Blüte legten wir an einer vegetationslosen Stelle unterhalb auf den Boden. Bei allen drei Blüten registrierten wir am 17. 3. 1976 bei windstillem, sonnigem, warmem (ca. 20° C) Wetter die Zahl der Anflüge (als Anflug galt nur, wenn auch Kopulationsbewegungen ausgeführt wurden) und die jeweilige Dauer der Pseudokopulationen. In der Zeit von 11.25 Uhr bis 13.25 Uhr zählten wir insgesamt 206 Anflüge. Dabei erhielten die 15-cm-Blüte 18, die 11-cm-Blüte 55 und die am Boden liegende Blüte 132 Anflüge. Die zeitliche Abfolge einerseits der Zahl der Pseudokopulationen und andererseits der durchschnittlichen Dauer der Pseudokopulationen auf den drei Blüten sind jeweils in 10 Minuten-Intervallen zusammengefaßt in den Abb. 1–2 als Diagramme dargestellt. Wie leicht ersichtlich ist, hatte die am Boden liegende Blüte die größte Anziehungskraft, die höchste Blüte die geringste, während die mittlere (11 cm Höhe) dazwischen liegt. Das ist auch ohne weiteres verständlich, da man davon ausgehen muß, daß die umherschwärmenden ♂♂ die gerade frisch aus dem Boden schlüpfenden ♀♀ suchen. Ihr Suchbild wird daher von

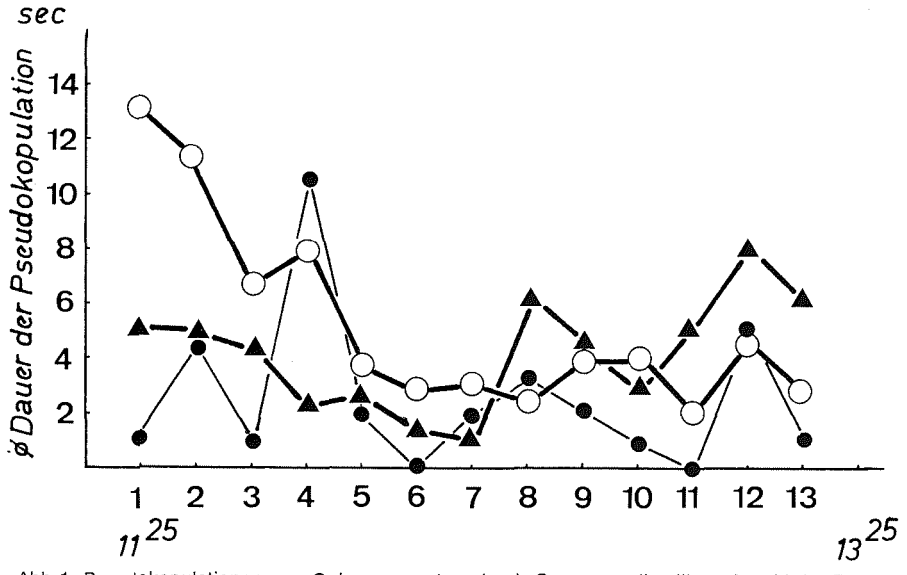

Abb. 1: Pseudokopulationen von *Ophrys speculum* durch *Campsoscolia ciliata:* Anzahl der Pseudokopulationen in Abhängigkeit von der Versuchszeit. ● = 2 1blütige Pflanzen, Blüten in 15 cm Höhe; ▲ = 2 1blütige Pflanzen, Blüten in 11 cm Höhe; ○ = 2 am Boden liegende Einzelblüten.

einer am Boden liegenden Blüte häufiger und besser angesprochen als von einer Blüte in Schwarmhöhe. Diese betrug in unserem Gebiet etwa 8–11 cm, da die Grasvegetation noch sehr niedrig war. Die 15-cm-Blüte lag für viele ♂♂ ganz offensichtlich sowohl außerhalb ihres Gesichtskreises als auch des Duftfeldes. Wir konnten während des Protokollierens häufig beobachten, daß ♂♂ einfach unter der Blüte hindurch flogen, ohne diese zu bemerken. Letzteres ist unverständlich, so daß höchstens angenommen werden kann, daß die ♂♂ duft-adaptiert waren (d. h. eine erhöhte Rezeptoren-Schwelle hatten). Sollte eine relativ rasche Duftadaptation bei *Campsoscolia* die Regel sein, könnten in diesem Fall optische Reize eine größere Bedeutung haben als Duftsignale. Letzteres würde auch die verblüffende optische Übereinstimmung von *O. speculum*-Blüten mit den *Campsoscolia* ♀♀ erklären (siehe Abb. 2, Tafel 3 bei PAULUS, 1978). Die optische Übereinstimmung (zumindest für das menschliche Auge) ist bei den anderen *Ophrys*-Arten ja bei weitem nicht so ausgeprägt, wie dies gerne in der Literatur dargestellt wird.

In Diagramm Abb. 3 ist die jeweilige durchschnittliche Dauer der Pseudokopulationen dargestellt. Hier zeigte sich für uns überraschend, daß auf der am Boden liegenden Blüte nicht nur häufiger kopuliert worden ist, sondern daß auch die Dauer der Pseudokopulationen zumindest in den ersten 30–40 Minuten jeweils größer war als auf den anderen beiden. Man sollte eigentlich erwarten, daß eine Blüte im wesentlichen immer dieselbe Reizqualität bietet und daher die Kopulationsdauer im Schnitt immer gleich ist. Die Kopulationsdauer ist aber sicherlich auch ein Maß für die Höhe der Bereitschaft bzw. Motivation des Männchens. Wenn man davon ausgeht, daß im Schnitt zu einem bestimmten Zeitpunkt alle ♂♂ gleich motiviert sind, so muß aus unserem Befund geschlossen werden, daß die Reizstärke (Größe der Attraktivität der Blüte) direkt korelliert ist mit der

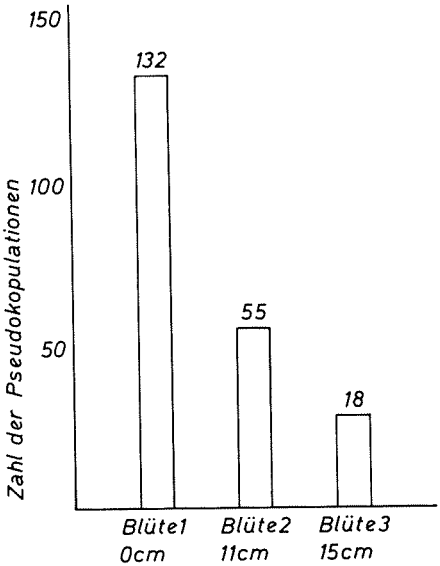

Abb. 2: Pseudokopulationen von *Ophrys speculum* durch *Campsoscolia ciliata:* Gesamtzahl der Pseudokopulationen während 2stündiger Versuchsdauer an Blüten in 0, 11 und 15 cm Höhe.

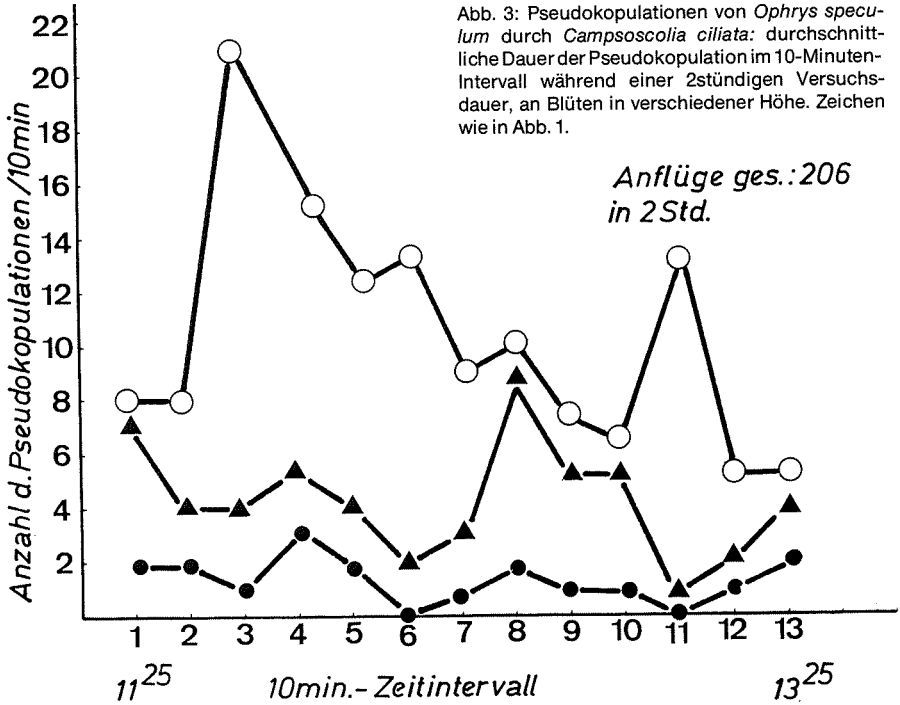

Abb. 3: Pseudokopulationen von *Ophrys speculum* durch *Campsoscolia ciliata:* durchschnittliche Dauer der Pseudokopulation im 10-Minuten-Intervall während einer 2stündigen Versuchsdauer, an Blüten in verschiedener Höhe. Zeichen wie in Abb. 1.

Dauer und Intensität der auf sie folgenden Handlung. Wenn auch dieses Experiment statistisch nicht genügend abgesichert ist – es hätte mehrmals wiederholt werden müssen –, so scheinen uns dennoch einige Deutungen und Konsequenzen angebracht:

1) Für eine *Ophrys*-Pflanze (zumindest *O. speculum*) ist es nicht gleichgültig, wie hoch sich ihre Blüten über dem Boden bzw. über dem an ihrem individuellen Standort herrschenden Wuchshöhenniveau befinden. Nach unseren Beobachtungen und Messungen könnte es einen klaren Selektionsdruck auf die Blütenhöhe einer Pflanze geben, der (sicherlich unter anderem) durch den Bestäuber ausgeübt wird. Die Blüten, die in der Flughöhe der Bestäuber-♂♂, besser noch darunter, stehen, haben vermutlich eine größere Chance beflogen zu werden (und damit einen höheren Fortpflanzungserfolg) als solche, deren Stengel zu hoch sind.

2) Auch für *Ophrys* gilt: je häufiger eine Blüte beflogen wird, um so größer ist der Fortpflanzungserfolg (sie erhält mehr Pollinienbruchstücke auf die Narbe und damit mehr Pollen). Außerdem hat eine längere Verweildauer auf einer Blüte zur Folge, daß mehr Pollinien-Bruchstücke desselben Polliniums auf die Narbe gelangen. Anders ausgedrückt, ein pollinien-tragendes ♂ kommt um so häufiger mit der Narbe in Berührung je länger es auf einer Blüte sitzt.

Eine besonders attraktive Blüte erhält damit a) mehr Besuche und b) der einzelne Besucher bleibt länger auf der Blüte. Ein weiteres Phänomen läßt sich aus der Kurve ablesen. Die Anflughäufigkeit sinkt nach einer gewissen Zeit deutlich. Dafür bieten sich mehrere Erklärungsmöglichkeiten an, die wir nicht näher überprüft haben.

1. Die Motivation der *Campsoscolia* ♂♂ läßt nach, sie widmen sich wieder vermehrt der Nahrungsaufnahme.
2. Die Attraktivität der Blüte läßt nach dem Verlust der Pollinien und der Bestäubung nach.
3. Die Männchen markieren die von ihnen besuchten Blüten.

Zu 1.: Hierzu müßte das Verhalten individuell markierter ♂♂ beobachtet werden. Solche ♂♂ sollten etwa am nächsten Tage wieder mit gleicher Heftigkeit Blüten befliegen, wie sie dies zu Beginn des Vortages gemacht haben.

Zu 2.: Eine Verminderung der Attraktivität der Blüte könnte nur durch Einstellung der Duftproduktion erfolgen. Das wäre aber für die Blüte selbst nicht vorteilhaft, da weitere Anflüge auf jeden Falle ihren Fortpflanzungserfolg erhöhen würden.

Zu 3.: Dieser Punkt ist sehr naheliegend, da Hymenoptera-♂♂ vermutlich von ihnen begattete ♀♀ beduften (KULLENBERG & BERGSTRÖM, 1975). Daran können die ♂♂ wahrscheinlich begattete von unbegatteten ♀♀ unterscheiden.

Außer diesen Möglichkeiten wäre sicherlich noch denkbar, daß die ♂♂ lernen, daß die *Ophrys*-Blüte eben kein richtiges ♀ ist und sozusagen, nachdem sie einige Male hereingefallen sind, genauer hinschauen.

2. Die Pseudokopulation von Colletes cunicularius infuscatus auf Ophrys fusca (cf. iricolor).

Ophrys fusca fanden wir vor allem in der weiteren Umgebung von Alhaurin de la Torre. Die Pflanzen und die Blüten waren dort nicht nur ungewöhnlich häufig, sondern auch ungewöhnlich groß. Die Labellum-Länge lag bei 1,27 cm. Die Blüten haben damit fast die doppelte Größe von *Ophrys fusca* ssp. *fusca*, die zu diesem Zeitpunkt erst sehr einzeln zu finden war. Diese großblütige *O. fusca* erinnert an *O. fusca* ssp. *iricolor*, doch erreicht das Mal niemals den blauen Glanz von typischen *iricolor*. Außerdem blüht in der Ost-

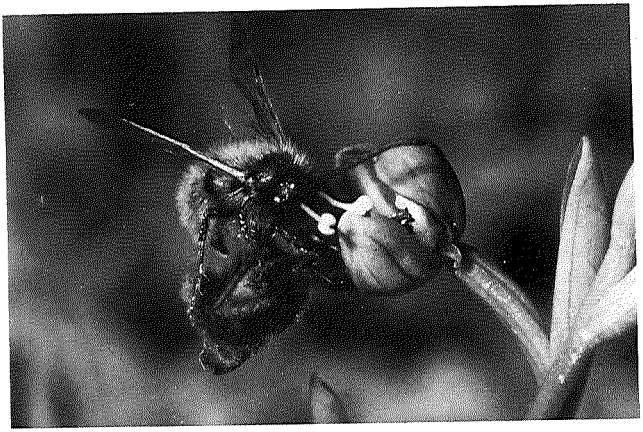

Abb. 4: *Ophrys speculum* mit *Campsoscolia ciliata*

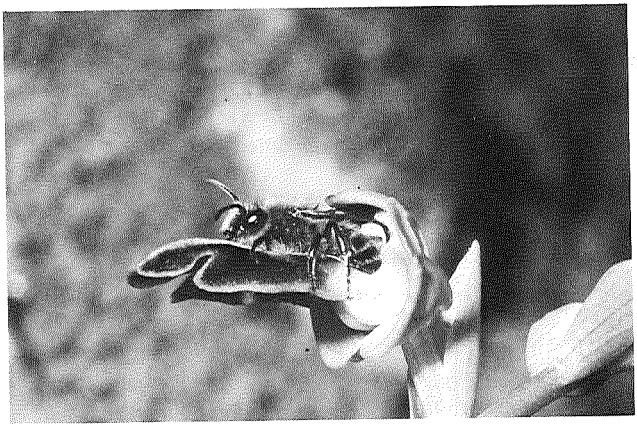

Abb. 5: *Ophrys fusca* cf. *iricolor* und *Colletes cunicularius*

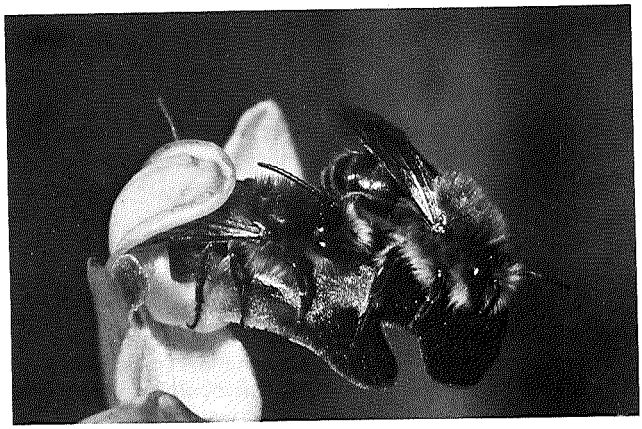

Abb. 6: *Ophrys fusca* cf. *iricolor* und *Colletes cunicularius*

mediterraneis *iricolor* stets 3–4 Wochen nach *O. fusca* ssp. *fusca* (NELSON, 1962, VOGEL, 1976). In Südspanien scheint dies umgekehrt zu sein. Nachdem wir im Blühgebiet zu dieser großblütigen *fusca* keinen Bestäuber ausfindig machen konnten, entschlossen wir uns (am 12. 3. 1976) mit einer Reihe in Yoghurt-Becher umgetopfter Pflanzen zu einer Stelle bei Ojen (nördlich Marbella) zu fahren, wo wir eine stattliche Brutkolonie von *Colletes cunicularius infuscatus* ausfindig gemacht hatte. Die Männchen schwärmten dort an einem Hang aus grusig verwitterndem Marmor dicht über dem Boden. Es gab bereits einzelne frisch gegrabene Löcher, in welchen ♀♀ saßen. Diese hatten für die ♂♂ eine besondere Anziehungskraft. Die Stelle befand sich in einem lichten *Pinus*-Wald *(P. halepensis, P. pinaster, P. pinea)* mit *Juniperus oxycedrus, Ulex minor, Calicotome spinosa* und *Rosmarinus officinalis* als Unterholz. Wir stellten zunächst *Ophrys lutea* und *O. speculum*-Pflanzen auf. Beide Arten erregten jedoch keinerlei Interesse bei den Bienen. Als wir uns jedoch mit den ersten *O. fusca*-Pflanzen näherten, stürzten sich sofort einzelne *Colletes* ♂♂ auf die Blüten, welche sich z.T. noch in der Plastiktüte befanden und führten zahlreiche Pseudokopulationen durch. Wir stellten einige Pflanzen auf und konnten so eine große Zahl von Anflügen beobachten, fotografieren und filmen (Abb. 5). Der Anflug lief dabei in aller Regel in folgender Weise ab: Ein Männchen gelangt bei seinem Schwärmflug in die Nähe und damit in das Duftfeld der Blüte. Ohne stehen zu bleiben, fliegt es daraufhin zielstrebig auf die Blüte zu und landet zunächst normal, d. h. mit dem Kopf voran. Danach erfolgt sofort ein Drehen des Körpers um 180° mit anschließenden heftigen Kopulationsbewegungen mit dem Hinterleibsende in die Narbengrube hinein. Dieser Vorgang ist häufig von heftigem Flügelschwirren und leicht trippelnden Beinbewegungen begleitet. Dies läuft innerhalb von 15–20 sec. ab. Danach sitzt das Männchen meist eine Weile regungslos, um dann wiederum unter Flügelschwirren und alternierenden Hinterbeinbewegungen heftige Kopulationsversuche auszuführen. Nicht selten dreht sich nach einer Pause das Männchen auf dem Labellum hin und her, nimmt sogar gelegentlich eine für diese Blüte falsche Stellung ein, um sich dann aber stets wieder richtig, d. h. mit dem Hinterleib in die Narbengrube hinein, zu orientieren. Viele ♂♂ saßen nicht selten zwischen 3 und über 7 Minuten lang auf einer einzigen Blüte! Die Pollinien wurden dabei stets auf dem vorletzten Tergit angeheftet und standen zunächst wie zwei gelbe gekeulte Hörner senkrecht in die Höhe. Häufig kam es zu regelrechten Kämpfen um eine Blüte, wenn zwei oder drei, gelegentlich sogar vier Männchen gleichzeitig auf einer Blüte gelandet waren (Abb. 6). Überhaupt wurden besonders häufig solche Blüten von ♂♂ besucht, auf denen bereits ein ♂ saß. Offensichtlich erhöht (neben der Duftkomponente) ein sitzendes ♂ die Attraktivität. In einem Fall kopulierte ein Männchen auf einer Blüte „verkehrt", d. h. mit dem Kopf in der Narbengrube und die beiden Pollinien wurden auf die Stirn geheftet. Doch wenige Sekunden später fielen beide Pollinien ab, da die Stirn dicht behaart ist und damit die Klebscheiben keinen richtigen Halt gefunden hatten.

Um ähnliche Experimente zu machen, wie wir sie mit *O. speculum* durchgeführt hatten, kehrten wir am nächsten und übernächsten Tag jeweils mit frischen Blüten zu diesem *Colletes*-Schwarmplatz zurück. Doch zu unserer Überraschung und Enttäuschung zeigten jetzt die ♂♂ nur noch geringes Interesse für die Blüten. Wir hatten am Vortag bereits festgestellt, daß die Anflüge nach relativ kurzer Zeit merklich nachgelassen hatten. Wir erhielten zwar noch ca. 1 Dutzend Pseudokopulationen pro Tag, doch für Experimente war die Zahl der Anflüge einfach zu gering.

Weitere Bestäuber dieser großblütigen *O. fusca* konnten wir trotz zahlreicher Tests im Schwärmgebiet verschiedener *Andrena*-Arten (darunter auch *Andrena nigroolivacea,*

die von Algerien als Bestäuber von *O. fusca* ssp. *fusca* bekannt ist: CORREVON & POUYANNE, 1916) nicht ausfindig machen.[1])

Die Pseudokopulation von Eucera nigrilabris auf Ophrys tenthredinifera

Hier können wir die Beobachtungen von KULLENBERG (1961, 1973) und SCHREMMER (1960) bestätigen. Als regelmäßige effektive Bestäuber konnten wir *Eucera nigrilabris* Lep. beobachten. Der Anflug erfolgte stets sehr schnell. Das ♂ verharrte häufig ca. 15 bis 20 cm vor der Blüte im Schwirrflug, um sich dann blitzartig auf die Blüte zu stürzen („Angriff"). Es folgten heftige Kopulationsbewegungen mit der Labellumspitze, wobei der gesamte Bienenkörper häufig leicht vibrierte, zitterte und ein lautes dunkles und helles Summen erklang. Nach dem ersten Kopulationsversuch drehte sich das Männchen rasch meist mehrmals auf der Blüte und orientierte sich anschließend wieder richtig. Nach maximal 15–20 sec. (häufig noch viel kürzer) flogen die Tiere stets wieder ab. Verglichen mit *Colletes* erschien das ganze Verhalten der *Eucera*-Männchen immer erheblich hektischer. Auch bei *O. tenthredinifera* stellten wir bereits nach ca. 1 Stunde Beobachtungsdauer ein rapides Abnehmen der Anflughäufigkeit fest.

Wir konnten im Gebiet keinen weiteren Bestäuber feststellen. Es flogen dort noch die ziemlich große, rotbraune *Tetralonia berlandi* Dusmet (syn. *ruficollis* Brullé) (häufig), *Eucera caspica caspica* Morawitz (häufig) und *Eucera elongatula* Vachal (einzeln), die alle kein Interesse für diese Ophrys zeigten.

4. Einige Beobachtungen zu Ophrys lutea

Gegen Ende unseres Aufenthaltes (ab 11. 3.) blühten die ersten *Ophrys lutea*. Trotz aufmerksamer Beobachtung fliegender *Andrena* ♂♂ und Tests in Schwarmgebieten konnten wir keinen Bestäuber ermitteln. Als Negativ-Test muß vor allem *Andrena nigroolivacea* erwähnt werden, die von CORREVON & POUYANNE (1916) von Algerien als regulärer Bestäuber genannt wird. Die zahlreichen *A. nigroolivacea* ♂♂ zeigten keinerlei Interesse für *O. lutea*.[2])

IV. Diskussion

Seit den intensiven Untersuchungen durch KULLENBERG (1961, 1973) und KULLENBERG & BERGSTRÖM (1976 a, b) sind eine Reihe effektiver Bestäuber von verschiedenen *Ophrys*-Arten bekannt geworden. Selbst wenn man die künstlich in Südschweden an dort nicht einheimischen *Ophrys*-Arten ermittelten Bestäuber hinzurechnet, ist die Zahl der nachgewiesenen *Ophrys*-Bestäuber gering. Insofern ist zunächst jede neue Beobachtung von Bedeutung. *Colletes cunicularius infuscatus* als Bestäuber von *Ophrys fusca* (cf. *iricolor)* ist, wenn man das schwache Interesse der Nominatart dieser Biene für *O. fusca* in Südschweden außer acht läßt (KULLENBERG, 1961), damit ein Neunachweis. Für *O. fusca* ssp. *fusca* sind bisher eine Reihe *Andrena*-Arten bekannt geworden:

Marokko: *A. bipartita, A. mactae* (KULLENBERG, 1961),
Algerien: *A. nigroolivacea, A. fulvicrus* (CORREVON & POUYANNE, 1916),
Südfrankreich: *A. nigroaenea, A. trimmerana* (GODFERY 1925, 1927, 1930),
Rhodos: *A. flavipes* (BAUMANN & HALX, 1972),
Mallorca: *A. flavipes* (KULLENBERG, 1973),
Cypern: *A. flavipes* (HALX, zit. nach KULLENBERG, 1973).

[1]) 1979 und 1980 stellten wir *Andrena flavipes* als einzigen Bestäuber für *Ophrys fusca* ssp. *fusca* fest. Die Konsequenzen für die Artbeurteilung der *O. fusca*-Gruppe wird in Plant Syst. Evol. (1981, im Druck) dargestellt.

[2]) Zwischenzeitlich (1980) konnten wir bei Torremolinus *O. lutea*-Bestäubungen sehen und fotografieren: vor allem *Andrena cinerea* und gelegentlich *A. senecionis*.

Die von uns beobachtete *O. fusca*-Form hat eine ausgesprochen große Blüte, die Blütenhöhe betrug bei vielen Pflanzen über 30 cm (bis über 50 cm!). Alle bisher ermittelten *Andrena*-Arten wären für eine effektive Bestäubung dieser südspanischen Form viel zu klein. Die Blüte wäre am ehesten mit der ssp. *iricolor* vergleichbar, wenn auch SUNDERMANN (1975) diese Sippe ausdrücklich als nicht zu *iricolor* gehörig angibt. Die Eigenständigkeit könnte durch den neuen Bestäuber *Colletes cunicularius infuscatus,* dem die bedeutende Größe der Blüte offensichtlich gut angepaßt ist, angezeigt sein.

Der Befund zeigt aber noch ein anderes, offensichtlich weiter verbreitetes Phänomen. Die Bestäuber können, wie die Zusammenstellung für *O. fusca* ssp. *fusca* zeigt, regional verschieden sein. Dies ist auch nicht weiter verwunderlich, wenn es sich um Bienenarten mit beschränkter Verbreitung handelt. Die Blüten bedienen sich sozusagen des gerade an einer betreffenden Lokalität vorherrschenden Bienenangebots. Das setzt jedoch voraus, daß die von den Blüten dargebotenen Duftstoffe entweder einer gewissen Variabilität unterliegen oder eine bestimmte Blütenart ein Spektrum verschieden wirksamer Duftstoffgemische enthält. Der jeweils regional vorherrschende Bestäuber selektiert dann das für ihn wirksamste Duftgemisch, indem solche Blüten, die seine Reizerwartung nicht erfüllen, nicht oder viel weniger beflogen werden. Auf diese Weise können in einem bestimmten Gebiet auch mehrere Bestäuber gleichzeitig auftreten, solange einer der Bestäuber nicht auch noch von anderen *Ophrys*-Arten angelockt wird und es zur Bastardierung kommt. *Colletes cunicularius infuscatus* ist bisher als effektiver Bestäuber von *Ophrys sphecodes* (inclusive forma *arachnitiformis* und ssp. *provincialis*) in Südfrankreich bekannt (KULLENBERG 1973, 1976, 1977). Das zeigt, daß die großblütige südspanische *fusca* und zumindest die südfranzösischen *sphecodes*-Formen denselben Duftkomplex enthalten müssen, wenn man nicht annimmt, daß der Sexuallockstoff der Biene regional unterschiedlich ist. Gerade in diesem Fall könnten sich allerdings beide *Ophrys*-Arten denselben Bestäuber gleichzeitig leisten. Wegen der unterschiedlichen Pollinien-Transportareale (*fusca:* Abdomen, *sphecodes:* Kopf) käme es nicht zu einer Bastardierung. Zumindest in Südspanien kommen zwar großblütige *fusca* und *sphecodes* im selben Areal vor, sind jedoch phänologisch ohne Überschneidung weit getrennt. Zumindest ist die flugzeit von *Colletes cunicularius* ♂♂ zur Blühzeit von *O. sphecodes* längst vorbei.

Die mögliche Bedeutung der Experimente über die Anflughäufigkeit in Abhängigkeit von der Blühhöhe bei *Ophrys speculum* wurde bereits besprochen. Die Ergebnisse zeigen, daß ein Selektionsdruck auf die Blühhöhe der Pflanzen auch durch den Bestäuber denkbar ist. Inwieweit dazu die Variabilität der Größe der Blüte bei *O. speculum* das Ergebnis der beträchtlichen Größenvariabilität von *Campsoscolia ciliata* ♂♂ ist, läßt sich nur vermuten. Ähnlich wie bereits KULLENBERG (1961, S. 134 f.) konstatierte, gibt es ♂♂, die zu groß oder zu klein für eine bestimmte Blüte sind. Damit gibt es auch keinen klaren Selektionsdruck auf eine bestimmte Blütengröße. Die von KULLLENBERG (1961) gelegentlich festgestellten Selbstbestäubungen durch den Bestäuber konnten wir trotz der zahlreichen Pseudokopulationen (viele Hundert!) niemals beobachten, wenn auch die Zahl der jeweiligen Erstanflüge natürlich weit geringer waren. Bestäubungen von *O. tenthredinifera* am natürlichen Standort wurden bisher vor allem *Eucera nigrilabris* beobachtet: Marocco, Algerien (KULLENBERG, 1961), Mallorca (KULLENBERG, 1973), SW-Frankreich (SCHREMMER, 1960). Unser Befund in Südspanien paßt sich daher gut in das recht einheitliche Bild ein.

Literatur:

BAUMANN, H. & HALX, G.: Ophrys – die Pflanze mit Sex – Kosmos 68 (Heft 2): 78–80, 1972

BECK v. MANAGETTA, G.: Die Pollennachahmung in den Blüten der Orchideen-Gattung Eria – Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien. math.-nat. Kl. **123:** 1033–1046, 1914.

CORREVON, H. & POUYANNE, A.: Un curieux cas de mimétism chez les Ophrydées. – J. Soc. nat. Horticult. France **17:** 29–31, 41–42, 1916.
CORREVON, H. & POUYANNE, A.: Nouvelles observations sur le mimétisme et la fécondation chez les Ophrys speculum et lutea – J. Soc. nat. Horticult. France **24:** 372–377, 1923
DODSON, C. H.: The importance of pollination in the evolution of the orchids of tropical America Americ. Orch. Soc. Bull. **31:** 525–534, 641–649, 731–735, 1962.
FORDHAM, F.: *Pollination of Calochilus campestris* Vict. Nat. **62,** 199–201, 1946
GODFERY, M. J.: The fertilisation of Ophrys speculum, O. lutea and O. fusca. – J. Botany (Lond.) **63:** 33–40, 1925
GODFERY, M. J.: The fertilisation of Ophrys fusca – J. Botany (Lond.) **65,** 350–351, 1927
GODFERY, M. J.: Further notes on the fertilisation of Ophrys fusca and O. lutea – J. Botany (Lond.) **68,** 237–238, 1930
JACOBSEN, N. & RASMUSSEN, F. N.: Über die Bestäubung von Ophrys speculum Link auf Mallorca – Die Orchidee **27:** 64–67, 1976
KULLENBERG, B.: Studies in Ophrys pollination – Zool. Bidr. Uppsala **34:** 1–340, 1961
KULLENBERG, B.: New observations on the pollination of Ophrys – Zoon. suppl. **1:** 9–14, 1973
KULLENBERG, B.: Bestörning og artsdannelse hos Flueblomstslaegten (Ophrys) – Kaskelot (Hvalsö) 1977 (11): 6–9, 1977
KULLENBERG, B. & BERGSTRÖM, G.: The pollination of Ophrys orchids. In: Chemistry in Botanical Classification (eds. G. Bendz & J. Santesson). Nobel Symp. **25:** 223–258, 1973
KULLENBERG, B. & BERGSTRÖM, G.: Kommunikation zwischen Lebewesen auf chemischer Basis – Endeavour (deutsche Ausgabe) **34** (Nr. 122): 59–66, 1975
KULLENBERG, B. & BERGSTRÖM, G.: Hymenoptera Aculeata males as pollinators of Ophrys orchids – Zoologica Scripta (Stockholm) **5:** 13–23, 1976
KULLENBERG, B. & BERGSTRÖM, G.: The pollination of Ophrys orchids – Botaniska Notiser (Stockholm) **129:** 11–19, 1976
NELSON, E.: Gestaltwandel und Artbildung erörtert am Beispiel der Orchideen Europas und der Mittelmeerländer, insbesondere der Gattung Ophrys. – Chernex Montreux, 1962
PAULUS, H. F.: Co-Evolution zwischen Blüten und ihren tierischen Bestäubern – Sonderbd. naturwiss. Ver. Hamburg **2:** 51–81, 1978
PAULUS, H. F., GACK, C. und ULLRICH, R.: (Experimente zur Habituation und zum Lernverhalten bei der Pseudokopulation von *Eucera barbiventris* auf *Ophrys scolopax*; in Bearbeitung), 1981
POUYANNE, A.: La fécondation des Ophrys par les insectes – Bull. Soc. hist. nat. Afrique **8** (1): 6–7, 1917
PRIESNER, E.: Reaktionen von Riechrezeptoren männlicher Solitärbienen (Hym.) auf Inhaltsstoffe von Ophrys-Blüten. – Zoon, suppl. **1:** 43–54, 1973
SCHREMMER, F.: Beobachtungen über die Bestäubung der Blüten von Ophrys fuciflora (= tenthredinifera) durch Männchen der Bienenart Eucera nigrilabris – Österr. Bot. Ztschr. **107** (1): 6–17, 1960
SCHREMMER, F.: „Geborgte Beweglichkeit" bei der Bestäubung von Blütenpflanzen – Umschau 1969 (8): 228–234, 1969
SUNDERMANN, H.: Europäische und mediterrane Orchideen. 2. Aufl., Brücke-Verl., Hildesheim, 1975
THIEN, L. B. & MARCKS, B. G.: The floral biology of Arethusa bulbosa, Calopogon tuberosus and Pogonia ophioglossoides (Orchidaceae). Can. J. Bd. **50:** 2319–2325, 1972
VOGEL, S.: Mutualismus und Parasitismus in der Nutzung von Pollenträgern – Verh. Dt. Zool. Gesellsch. 1975: 102–110, 1975
VOGEL, S.: Zur Ophrys-Bestäubung auf Kreta. – J. Ber. Naturwiss. Ver. Wuppertal **29:** 131–139, 1976

Prof. Dr. H. F. Paulus und Dr. C. Gack, Biologisches Institut I (Zoologie) der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg i. Br., Albertstaße 21a, D-7800 Freiburg i. Br.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal

Jahr/Year: 1980

Band/Volume: 33

Autor(en)/Author(s): Paulus Hannes F., Gack Claudia

Artikel/Article: Beobachtungen und Untersuchungen zur Bestäubungsbiologie südspanischer Ophrys-Arten 55-68